

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201909043

喻武鹃, 汪燕, 梁成刚, 等. 苦荞薄壳种质的光合特性、淀粉合成与产量形成研究 [J]. 广西植物, 2020, 40(2): 218–225.
YU WJ, WANG Y, LIANG CG, et al. Photosynthetic characteristics, starch synthesis and yield formation of thin-shell tartary buckwheat [J].
Guihaia, 2020, 40(2): 218–225.

苦荞薄壳种质的光合特性、淀粉合成与产量形成研究

喻武鹃¹, 汪燕^{1,2}, 梁成刚^{1,2*}, 廖凯¹, 韦春玉¹, 付全兰¹, 张威¹, 关志秀¹

(1. 贵州师范大学植物遗传育种研究所, 贵阳 550001; 2. 贵州省荞麦工程技术研究中心, 贵阳 55000)

摘要: 为探索薄壳苦荞的“源-库”关系, 提高产量水平, 进而指导薄壳苦荞杂交育种。该研究选用杂交薄壳苦荞种质米 55 为材料, 以母本小米荞为对照, 对灌浆期的叶片光合特性、籽粒淀粉合成关键酶活性与主要农艺和产量性状进行测定分析。结果表明: (1) 灌浆期米 55 叶片净光合速率显著或极显著高于对照。(2) 籽粒蔗糖浓度稍低于对照, 葡萄糖浓度稍高于对照, 均未达到显著差异水平。(3) 籽粒腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶活性高于对照, 且前期达到极显著差异水平。(4) 籽粒淀粉合成酶活性和淀粉浓度都稍高于对照。(5) 米 55 的株高降低, 单株粒数提高, 千粒重增加, 产量显著提高。上述结果说明增“源”、扩“库”在杂交薄壳苦荞米 55 上取得一定进展, 叶片光合同化能力、单株粒数和千粒重改良是未来薄壳苦荞育种的重要研究方向。

关键词: 杂交薄壳苦荞, 净光合速率, 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶, 淀粉合成酶, 产量

中图分类号: Q945 文献标识码: A

文章编号: 1000-3142(2020)02-0218-08

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Photosynthetic characteristics, starch synthesis and yield formation of thin-shell tartary buckwheat

YU Wujuan¹, WANG Yan^{1,2}, LIANG Chenggang^{1,2*}, LIAO Kai¹,
WEI Chunyu¹, FU Quanlan¹, ZHANG Wei¹, GUAN Zhixiu¹

(1. *Research Center of Buckwheat Industry Technology, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China;*

2. Guizhou Buckwheat Engineering Technology Research Center, Guiyang 550000, China)

Abstract: In order to explore the relationship of ‘source-sink’ of thin-shell tartary buckwheat, to improve the yield level, and to guide the crossbreeding of thin-shell tartary buckwheat, a hybrid thin-shell germplasm of tartary buckwheat (M55) was selected as study object. Leaf photosynthetic characteristics, key enzymes activity of starch synthesis, major agronomic and yield traits during grain filling were measured and analyzed with female parent of Xiaomiqiao as the control (CK). The

收稿日期: 2019-12-04

基金项目: 国家自然科学基金(31660366, 31760419); 贵州省自然科学基金(黔科合成果[2019]4336号, 黔科合支撑字[2019]2298号, 黔科合平台人才[2017]5726, 黔科合 LH [2017]7359, 黔科合 LH 字[2016]7205, 黔科合基础[2016]1107); 贵州省教育厅项目(黔教合 KY 字[2016]131号); 贵州省研究生科研立项基金(黔教合 YTSCXJH [2018]072); 贵州师范大学资助博士科研项目[Supported by the National Natural Science Foundation of China(31660366, 31760419); Natural Science Foundation of Guizhou Province([2019]4336, [2019]2298, [2017]5726, [2017]7359, [2016]7205, [2016]1107); Education Office Foundation of Guizhou Province([2016]131); Postgraduate Research Fund of Guizhou Province([2018]072); Doctoral Research Foundation of Guizhou Normal University].

作者简介: 喻武鹃(1994-), 女, 云南曲靖人, 硕士研究生, 主要从事植物生理与分子调控机制研究, (E-mail) 574274890@qq.com.

*通信作者: 梁成刚, 博士, 副教授, 主要从事植物生理与分子调控机制研究, (E-mail) jesselcg@163.com.

results were as follows: (1) The net photosynthetic rate in leaves of M55 was significantly or extremely significantly higher than CK during grain filling. (2) The sucrose concentrations in grains of M55 were slightly lower without statistic differences, while the glucose concentrations were slightly higher without statistic differences, compared to CK. (3) The activities of ADPGase in grains of M55 were higher than CK, noticing that an extremely significant differences was determined in grains at early grain filling stage. (4) Moreover, both SS activity and starch concentration of M55 were slightly higher than CK during grain filling. (5) The plant height of M55 was lower than CK, while the grain number per plant and 1 000-grain weight were increased, and the yield increased significantly. The above results showed that the improvement of ‘source’ and ‘sink’ was partly achieved in M55, the capacity of leaf photosynthesis, grain number per plant and 1 000-grain weight per plant were proposed to increase the yield of thin-shell tartary buckwheat in further research.

Key words: hybrid thin-shell buckwheat, net photosynthetic rate, ADPGase, starch synthase, yield

叶片是作物重要的“源”器官,种子是重要的“库”器官。灌浆期叶片的光合同化能力及产物分配与种子淀粉合成和作物产量形成密切相关(Bahaji et al., 2014; Tsukaguchi et al., 2016)。种子的淀粉合成是由“源”器官输入的蔗糖经一系列酶促反应催化合成(Bahaji et al., 2014; 梁成刚等, 2019)。作物中可溶性糖含量、淀粉合成相关酶活性与淀粉的合成与积累密切相关(姜东等, 2001; 潘俊峰等, 2015; 陈雅玲和包劲松, 2017)。腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(ADPGase)是淀粉生物合成的重要关键酶,其催化形成的腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG)是淀粉合成的直接前体物质。淀粉合成酶(SS)以ADPG为葡萄糖供体,将葡萄糖基转移至 α -1,4葡萄糖链的非还原端,从而催化淀粉的形成(袁亮等, 2006; 陈雅玲和包劲松, 2017)。通过对水稻、小麦、玉米等作物的研究,发现ADPGase、SS在籽粒淀粉的合成中起重要作用(张吉旺等, 2008; 陈雅玲和包劲松, 2017; 李双等, 2018)。

苦荞(*Fagopyrum tataricum*)亦名鞑靼荞麦,属蓼科(Polygonaceae)荞麦属(*Fagopyrum*)一年生草本植物,是我国一种重要的杂粮作物。苦荞种子蛋白质含量高,黄酮类物质含量丰富,具有很高的营养价值和保健作用(Cui et al., 2018; Kalinová et al., 2018; Zhang et al., 2018)。然而,由于常规栽培苦荞味苦、果壳厚、极难脱壳,无法直接加工获得成品米,限制了苦荞米的生产与苦荞类加工品的开发(王安虎等, 2010; 李进才等, 2017)。因此,研制适宜苦荞脱壳的加工设备与选育具有易脱壳特性的苦荞新品种是解决生产苦荞米的两个重要途径。目前,受制于苦荞种子壳厚、颗粒小、易碎等因素,在加工设备研制和脱壳工艺研究上尚未取得理想结果(朱新华等, 2017)。小米荞是云南地方苦荞种质,虽然具有壳薄、易加工成苦荞米的

特性,但是由于小米荞生育期较长、易倒伏、产量低等,所以在生产上难以直接进行推广种植(唐链等, 2016)。Wang & Campbell(2007)首次报道利用苦荞薄壳种质与常规苦荞进行杂交,获得了苦荞杂交薄壳种质。Mukasa et al.(2009)指出温汤去雄法可有效实现苦荞薄壳种质与常规苦荞的杂交育种。王安虎等(2010)以旱苦荞为材料进行辐射诱变和EMS化学诱变选育得到苦荞薄壳品种米荞一号。陈庆富等(2015)以厚壳高产苦荞晋荞麦2号与小米荞进行有性杂交,育成易脱壳、且口感好的薄壳苦荞新品系。淀粉虽是苦荞种子的重要组成部分,但关于苦荞特别是薄壳苦荞种子淀粉合成与积累及其与产量形成的研究鲜见有报道。因此,本研究以有性杂交育种获得的薄壳杂交种质米55为主要材料,对其叶片光合特性、淀粉合成相关酶活性变化以及农艺、产量性状等进行探索,为杂交薄壳苦荞的高产栽培技术研究与种植推广提供依据。

1 材料与amp;方法

1.1 试验设计

选用苦荞杂交薄壳种质米55(M55)为材料,以采集于云南的地方薄壳种质小米荞(母本)为对照。田间试验于2017年8月—11月和2018年8月—11月在贵州师范大学荞麦产业技术研究中心教学实验基地进行,采用随机区组设计,每小区面积为 8 m^2 ($2\text{ m} \times 4\text{ m}$),3次重复,种植密度为100万株 $\cdot\text{hm}^{-2}$,肥料作为底肥一次输入,每公顷施用60 kg纯N、60 kg P_2O_5 、30 kg K_2O ,采用常规栽培措施进行管理,全生育期使用化学与生物方法防治病虫害。

1.2 试验方法

1.2.1 样品采集 2017年种植季节,在苦荞进入开

花期后,每个小区选择生长一致的30株植株进行挂牌供农艺性状与产量性状测定;另选择生长一致的30株植株对灌浆进程一致的300~400粒种子进行标记供生理指标测定。在种子开花后10 d(灌浆前期)、20 d(灌浆中期)和30 d(灌浆后期)分别对植株进行株高与分枝数的测定。分别对每个小区挂牌植株6株进行取样,分装后置于烘箱中105℃杀青15 min,60℃烘干2 d至恒重,供产量性状测定。同期,选择100粒标记种子进行取样,迅速置于液氮中,保存于-80℃冰箱,供碳水化合物与淀粉合成关键酶活性测定。2017年与2018年,在种子成熟期,对每个小区未进行取样的4 m²区域进行测产。

1.2.2 叶片光合特性的测定 2017年种植季节,在苦荞灌浆前期、中期和后期,选择阳光明媚的天气在11:00—15:00间使用3051D光合作用测定仪(浙江托普云农科技股份有限公司,浙江)对植株顶端全展叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用率进行测定,外置光源的光量子通量密度设置为1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹。具体操作步骤和方法与仪器使用说明书保持一致。

1.2.3 种子淀粉、蔗糖、葡萄糖含量的测定 选取5~10粒种子去壳、称重,使用淀粉 Elisa-kit # ml076679、蔗糖 Elisa-kit # ml076697 和葡萄糖 Elisa-

kit # ml076790(上海酶联生物科技有限公司,上海)进行淀粉、蔗糖、葡萄糖含量的测定,具体操作步骤和方法与试剂盒说明书保持一致。

1.2.4 种子 ADPGase、SS 活性的测定 选取5~10粒种子去壳、称重,使用 ADPGase Elisa-kit # ml076673 和 SS Elisa-kit # ml076670(上海酶联生物科技有限公司,上海)进行 ADPGase 和 SS 酶活性的测定,具体操作步骤和方法与试剂盒说明书保持一致。

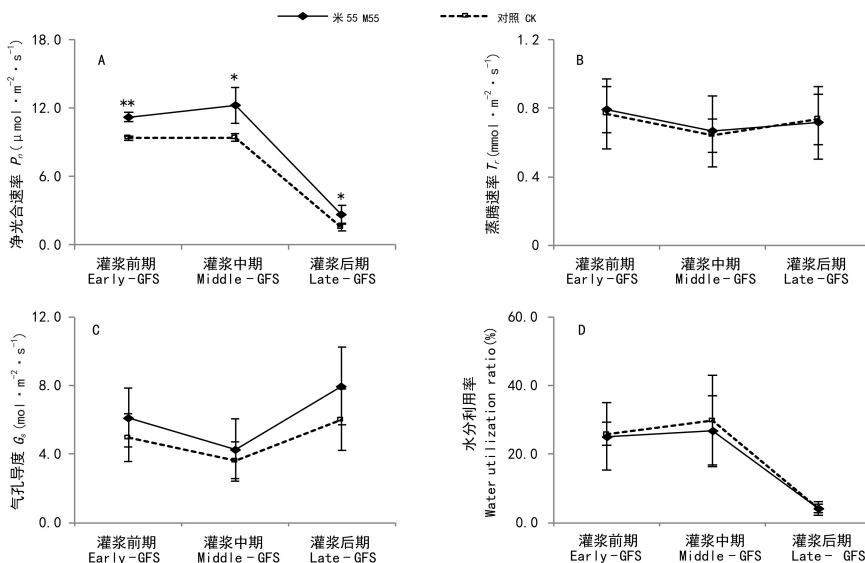
1.3 数据分析与处理

使用软件 Excel2003 和 SPSS18.0 进行数据统计分析,差异显著性分析使用 t-test 法进行。

2 结果与分析

2.1 米55的叶片光合特性

灌浆前期和中期苦荞叶片净光合速率维持在较高水平,灌浆后期叶片净光合速率急剧下降,其中,米55叶片净光合速率在灌浆前期极显著高于对照,在灌浆中期和后期显著高于对照(图1:A)。灌浆期间苦荞叶片蒸腾速率与气孔导度的变化幅度较小,不同灌浆时期米55与对照间差异均不显著(图1:B,C)。灌浆前期和中期苦荞叶片水分利用率维持在较高水平,灌浆后期叶片水分利用率急剧下降,不同灌浆时期米55与对照间差异均不显著(图1:D)。



GFS 表示灌浆期。* 与 ** 分别表示米55与对照间差异达到0.05和0.01水平。下同。

GFS represents grain filling stage. * and ** indicate that the differences between M55 and CK reach 0.05 and 0.01 levels respectively. The same below.

图1 米55叶片的光合特性

Fig. 1 Photosynthetic characteristics of leaves in M55

2.2 米 55 的淀粉合成特性

灌浆期苦荞籽粒葡萄糖浓度呈逐渐上升的趋势,米 55 与对照籽粒葡萄糖浓度维持在 $4.34 \sim 5.75 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 间,变化幅度较小,米 55 籽粒葡萄糖浓度高于对照,但未达到显著差异(图 2:A)。灌浆期苦荞籽粒蔗糖浓度变化幅度较小,米 55 与对照籽粒蔗糖浓度维持在 $8.76 \sim 9.67 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 间,差异不显著(图 2:B)。灌浆期苦荞籽粒淀粉浓度呈逐渐上升的趋势,米 55 籽粒淀粉浓度稍高于对照,但也未达到显著差异水平(图 2:C)。由图 3:A 可知,灌浆期苦荞籽粒 ADPGase 活性呈逐渐上升的趋势,米 55 籽粒 ADPGase 活性在灌浆前期极显著高于对照,其余时期差异不显著。不过,灌浆期米 55 籽粒 ADPGase 平均活性(3 次测定的平均值)极显著高于对照。灌浆期苦荞籽粒 SS 活性呈缓慢上升的趋势,米 55 籽粒 SS 活性略高于对照小米荞,但差异未达到显著水平(图 3:B)。

2.3 米 55 的农艺性状与产量性状

苦荞具有无限花序生物学特征,营养生长与生殖生长重叠期长。由表 1 可知,灌浆期间株高与分枝数均出现逐渐增加的趋势,杂交株系米 55 较对照具有株高明显降低的特征,灌浆期间其株高均极显著低于对照。米 55 的分枝数略高于对照,但差异不显著。灌浆前期与中期米 55 的单株粒数较对照分别提高 25.8% 和 27.7%,单株粒重较对照分别提高 26.2% 和 31.7%,均达到显著差异水平;灌浆后期,米 55 单株粒数与单株粒重较对照分别提高 117.1% 和 128.4%,均达到极显著差异水平。灌浆前期和中期,米 55 种子千粒重与对照差异不显著,但在灌浆后期显著高于对照。由图 4 可知,2017 年和 2018 年米 55 产量较对照分别提高 79.1% 和 94.8%,均达到显著差异水平,表明杂交获得的薄壳种质米 55 较母本对照增产明显。

3 讨论与结论

3.1 苦荞薄壳种质米 55 的光合特性与淀粉合成

苦荞生育期短,具有无限花序特征,灌浆期“库-源”关系失衡,进而导致种子结实率低和充实度差。灌浆期苦荞叶片光合同化能力及其持续时间对荞麦产量的提高具有重要作用(巩巧玲等, 2008)。Liang et al. (2016) 研究指出,延长苦荞有效灌浆期,以增强碳水化合物的再活化是苦荞高

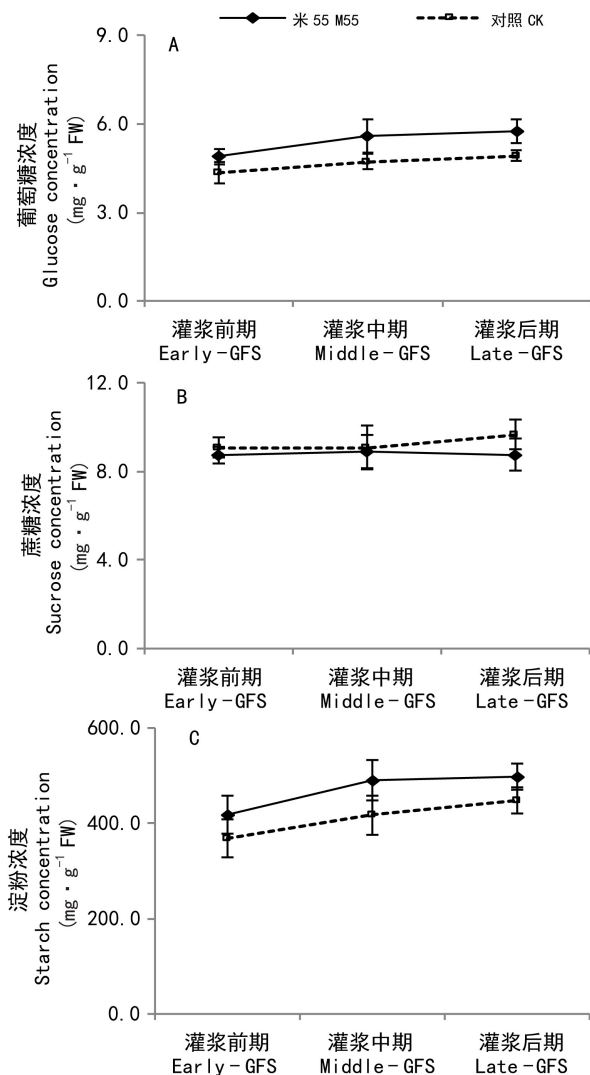


图 2 米 55 籽粒蔗糖、葡萄糖和淀粉浓度变化

Fig. 2 Changes of sucrose, glucose and starch concentrations in M55

产提高的重要途径。本研究发现,灌浆期苦荞杂交薄壳种质米 55 与母本对照的叶片净光合速率在灌浆前期和中期维持在较高水平,但在灌浆后期(30 d)急剧下降,说明薄壳苦荞的叶片光合持续时间较短,这可能是导致薄壳苦荞产量水平低的一个重要原因。灌浆期米 55 叶片的气孔导度、蒸腾速率与水分利用率与对照无显著差异,但叶片净光合速率显著或极显著高于对照,说明杂交薄壳苦荞叶片光合同化能力较母本明显提高。

淀粉是苦荞种子中最主要的贮藏物质,淀粉合成与积累直接关乎产量的形成。蔗糖是“源”器官向“库”器官进行长距离运输的主要碳水化合物,

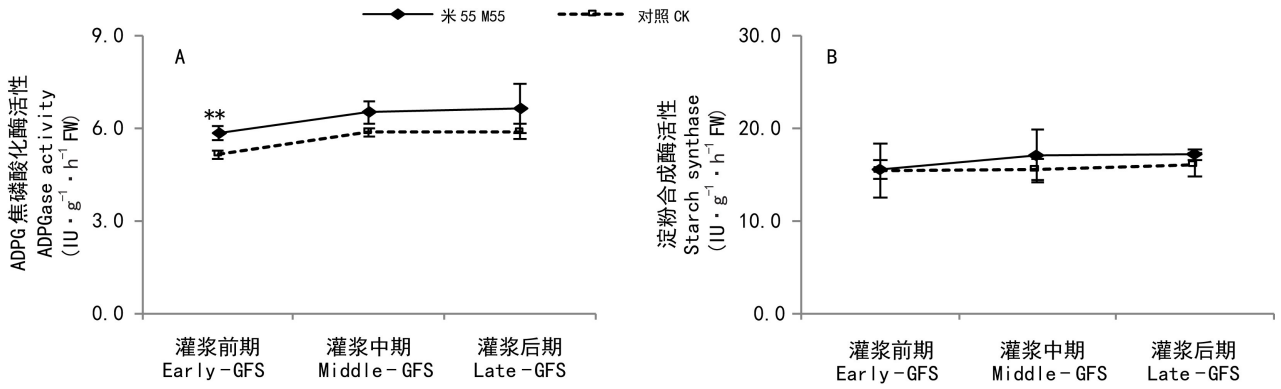


图3 米55籽粒ADPGase(A)和SS(B)活性变化

Fig. 3 Changes of ADPGase (A) and SS (B) activities in M55

表1 灌浆期米55的主要农艺性状与产量性状

Table 1 Main agronomic and yield traits of M55 during grain filling stage

灌浆时期 Grain filling stage	材料 Materials	株高 Plant height (cm)	分枝数 Branching number	单株粒数 Grain number per plant	单株产量 Yield per plant (g)	千粒重 1 000-grain weight (g)
前期 Early stage	米55 M55	59.7±1.2	7.2±1.38	66.83±6.6	0.5±0.0	8.1±0.1
	对照 CK	63.0±2.4 **	7.3±1.00	53.12±4.6 *	0.4±0.0 *	8.1±0.4
中期 Middle stage	米55 M55	74.0±3.6	8.0±1.41	135.8±12.4	1.8±0.3	12.0±0.3
	对照 CK	87.6±5.1 **	8.2±1.76	106.4±13.1 *	1.5±0.3 *	11.7±0.8
后期 Late stage	米55 M55	90.9±3.5	9.1±1.92	417.6±97.3	6.3±1.2	15.1±0.2
	对照 CK	100.1±2.4 **	8.3±2.22	191.3±47.7 **	2.7±0.7 **	14.3±0.1 *

注：* 与 ** 分别表示米55与对照间差异在0.05和0.01水平下显著。

Note: * and ** represent the significant differences between M55 and CK at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

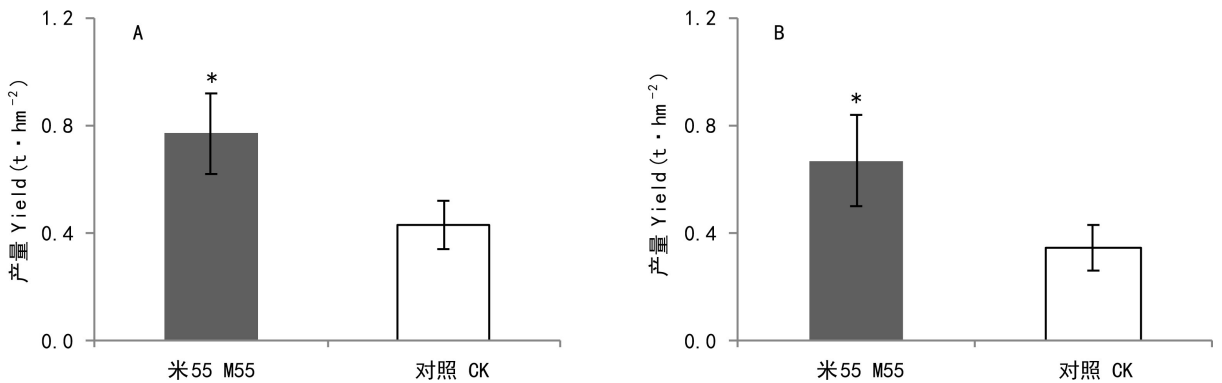


图4 2017年(A)与2018年(B)米55的产量

Fig. 4 Yield of M55 in 2017 (A) and 2018 (B)

而蔗糖分解产生的葡萄糖则是作物种子淀粉合成的重要前体物质(Bahaji et al., 2014)。李友军等(2006)研究指出灌浆期小麦籽粒蔗糖与葡萄糖含

量均随灌浆进程呈降低趋势。王艳芳等(2006)研究发现灌浆期玉米籽粒蔗糖含量先增加,至灌浆14 d达到峰值后逐渐下降,葡萄糖含量则呈逐渐

下降趋势。本研究发现,灌浆期薄壳苦荞籽粒的蔗糖和葡萄糖浓度维持在较稳定水平,米 55 种子中蔗糖浓度稍低于对照,而葡萄糖浓度稍高于对照,但均未达到显著差异水平。

作物 ADPGase、SS 活性与淀粉合成密切相关(姜东等, 2001; 陈雅玲和包劲松, 2017)。Dai (2010) 研究发现高淀粉含量小麦品种的 ADPGase 和 SS 等淀粉合成关键酶活性明显高于淀粉含量低的品种。同样,崔丽娜等(2011) 研究发现高淀粉玉米较低淀粉玉米也表现出 ADPGase、可溶性淀粉合成酶活性高等特性。付景等(2012) 研究指出超级稻品种弱势粒的低 ADPGase 和 SS 活性是灌浆速率小、粒重轻的一个重要原因。徐云姬等(2015) 研究也发现低 ADPGase、SS 活性也是玉米果穗顶部籽粒灌浆较差、粒重较低的重要原因。陈炜等(2018) 研究指出灌浆期小麦籽粒淀粉呈逐渐上升趋势。本研究发现,米 55 种子 ADPGase 活性均高于对照,且在灌浆前期达到极显著差异水平,说明米 55 种子中淀粉的合成能力较对照有所提高。灌浆期薄壳苦荞籽粒淀粉浓度同样呈逐渐上升趋势,米 55 籽粒淀粉浓度高于对照,但差异未达到显著水平。同样,米 55 籽粒 SS 活性稍高于对照,但也未达到显著水平。这可能与米 55“库”容量增加有关,而“源”供应相对不足。因此,提高叶片光合同化能力是未来高产杂交育种的重要研究方向。

3.2 苦荞薄壳种质米 55 的农艺性状与产量形成

Wang & Campbell(2007) 首次报道了苦荞薄壳种质与常规苦荞的杂交育种工作,并指出薄壳杂交育种难度较大。Mukasa et al.(2009) 指出温汤去雄是薄壳苦荞杂交育种的有效方法。近年来国内学者也陆续开展了薄壳苦荞的育种工作(王安虎等, 2010; 陈庆富等, 2015)。但是,目前世界范围内仍未见薄壳苦荞的大面积种植报道,薄壳苦荞的农艺性状与产量性状改良研究还有待进一步深入(Mukasa, 2011; 李春花等, 2015)。汪灿等(2013) 以 80 份苦荞材料为研究对象,发现高产苦荞的主要特征为植株高大、分枝较少、单株产量高、千粒重高。唐链等(2016) 指出株高与主茎分枝数是杂交育种改良苦荞产量的重要目标性状。潘凡等(2015) 研究发现主茎分枝数、单株粒数是影响苦荞单株粒数的重要因素。石桃雄等(2018) 研究指出,单株粒数可作为高产苦荞育种的重要

指标。本研究发现,薄壳苦荞株高、分枝数与产量间并不存在明显的相关性,母本小米荞株高过高、生产上倒伏时常发生、减产严重。相比之下,苦荞薄壳种质米 55 的株高降低、单株粒数提高、千粒重增加、产量显著提高。说明提高植株的单株粒数和千粒重是薄壳苦荞高产杂交育种的重要途径。

参考文献:

- BAHAJI A, JUN L, SÁNCHEZ-LÓPEZ ÁM, et al., 2014. Starch biosynthesis, its regulation and biotechnological approaches to improve crop yields [J]. *Biotechnol Adv*, 32(1): 87-106.
- CHEN QF, CHEN QJ, SHI TX, et al., 2015. Inheritance of tartary buckwheat thick shell character and its relationships with yield factors [J]. *Crops*, (2): 27-31. [陈庆富, 陈其皎, 石桃雄, 等, 2015. 苦荞厚果壳性状的遗传及其与产量因素的相关性研究 [J]. *作物杂志*, (2): 27-31.]
- CHEN W, LI HB, DENG XP, 2018. The characteristics of sucrose metabolism in flag leaf and grain starch accumulation during grain filling period under different cultivation modes [J]. *Acta Agric Boreal-Occident Sin*, 27(5): 641-649. [陈炜, 李红兵, 邓西平, 2018. 不同栽培模式下冬小麦灌浆过程中旗叶蔗糖代谢和籽粒淀粉积累特性 [J]. *西北农业学报*, 27(5): 641-649.]
- CHEN YL, BAO JS, 2017. Progress in structures, functions and interactions of starch synthesis related enzymes in rice endosperm [J]. *Chin J Rice Sci*, 31(1): 1-12. [陈雅玲, 包劲松, 2017. 水稻胚乳淀粉合成相关酶的结构、功能及其互作研究进展 [J]. *中国水稻科学*, 31(1): 1-12.]
- CUI LN, XU Z, GAO RQ, et al., 2011. Comparison of enzymes activity associated with sucrose metabolism in developing grains in different genotypes maize (*Zea mays* L.) [J]. *J Chin Cereal Oil Assoc*, 26(10): 56-60. [崔丽娜, 许珍, 高荣岐, 等, 2011. 不同基因型玉米籽粒发育过程中糖代谢相关酶活性的比较 [J]. *中国粮油学报*, 26(10): 56-60.]
- CUI XD, DU JJ, LI J, et al., 2018. Inhibitory site of α -hairpin peptide from tartary buckwheat has no effect on its antimicrobial activities [J]. *Acta Bioch Bioph Sin*, 50(4): 408-416.
- DAI ZM, 2010. Activities of enzymes involved in starch synthesis in wheat grains differing in starch content [J]. *Russ J Plant Physiol*, 57(1): 74-78.
- FU J, XU YJ, CHEN L, et al., 2012. Post-anthesis changes in activities of enzymes related to starch synthesis and contents

- of hormones in superior and inferior spikelets and their relation with grain filling of super rice [J]. *Chin J Rice Sci*, 26(3): 302-310. [付景, 徐云姬, 陈露, 等, 2012. 超级稻花后强、弱勢粒淀粉合成相关酶活性和激素含量变化及其与籽粒灌浆的关系 [J]. *中国水稻科学*, 26(3): 302-310.]
- GONG QL, FENG BL, GAO JF, et al., 2008. Leaf senescence of different buckwheat genotypes at later growing stage [J]. *Agric Res Arid Areas*, 26(5): 27-31. [巩巧玲, 冯佰利, 高金锋, 等, 2008. 不同基因型荞麦生育后期叶片衰老特性研究 [J]. *干旱地区农业研究*, 26(5): 27-31.]
- JIANG D, YU ZW, LI YG, et al., 2001. Changes of soluble sugar contents in leaf, stem and grain in winter wheat and its relationship with grain starch accumulation [J]. *J Triticeae Crops*, 21(3): 38-41. [姜东, 于振文, 李永庚, 等, 2001. 冬小麦叶茎粒可溶性糖含量变化及其与籽冬小麦叶茎粒可溶性糖含量变化及其与籽粒淀粉积累的关系 [J]. *麦类作物学报*, 21(3): 38-41.]
- KALINOVÁ JP, VRCHOTOVÁ N, TRÍSKA J, 2018. Contribution to the study of rutin stability in the achenes of tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. *Food Chem*, 258: 314-320.
- LI CH, RYO O, KIWA K, et al., 2015. Study on selecting method for excellent offspring lines of tartary buckwheat [J]. *J Plant Genet Resourc*, 16(1): 168-172. [李春花, 大泽良, 小林喜和, 等, 2015. 苦荞杂交后代优良株系筛选研究 [J]. *植物遗传资源学报*, 16(1): 168-172.]
- LI JC, ZHAO XH, ZHAO JC, et al., 2017. Physical characteristics of tartary buckwheat [*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.] seeds [J]. *Cereal Feed Ind*, (10): 8-12. [李进才, 赵习姮, 赵建城, 等, 2017. 苦荞麦籽粒的物理学特性研究 [J]. *粮食与饲料工业*, (10): 8-12.]
- LI S, SI ZY, SHEN XJ, et al., 2018. Effect of different water and nitrogen levels on starch synthesis enzyme activity in wheat grains during grain filling stage and wheat yield [J]. *J Triticeae Crops*, 38(4): 460-468. [李双, 司转运, 申孝军, 等, 2018. 水氮供应对灌浆期冬小麦籽粒淀粉合成相关酶活性及产量的影响 [J]. *麦类作物学报*, 38(4): 460-468.]
- LI YJ, XIONG Y, LUO BS, 2006. Comparison among three wheat varieties with different gluten types in carbohydrate metabolism and the enzymes activities in the kernel during grain filling [J]. *J NW A & F Univ (Nat Sci Ed)*, 34(1): 13-19. [李友军, 熊瑛, 骆炳山, 2006. 不同类型小麦籽粒灌浆期碳水化合物代谢及相关酶活性研究 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 34(1): 13-19.]
- LIANG CG, SONG YX, GUO X, et al., 2016. Characteristics of the grain-filling process and starch accumulation of high-yield common buckwheat 'cv. Fengtian 1' and tartary buckwheat 'cv. Jingqiao 2' [J]. *Cereal Res Comm*, 3(44): 393-403.
- LIANG CG, WANG Y, YU WJ, et al., 2019. Progress in plant leaf starch degradation and starch excess research [J]. *J Guizhou Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 37(3): 1-8. [梁成刚, 汪燕, 喻武鹏, 等, 2019. 植物叶片淀粉分解与淀粉超量积累研究 [J]. *贵州师范大学学报(自然科学版)*, 37(3): 1-8.]
- MUKASA Y, 2011. Studies on new breeding methodologies and variety developments of two buckwheat species (*Fagopyrum esculentum* Moench and *F. tataricum* Gaertn.) [J]. *Res Bull Naro Hokkaido Agric Res Cen*, (195): 57-114. [六笠裕治, 2011. ソバ属栽培 2 種 (*Fagopyrum esculentum* Moench, *F. tataricum* Gaertn.) の新たな育種法と育種に関する研究 [J]. *北海道農業研究センター研究報告*, (195): 57-114.]
- MUKASA Y, SUZUKI T, HONDA Y, 2009. Suitability of rice-tartary buckwheat for crossbreeding and for utilization of rutin [J]. *Jap Agric Res Quart*, 43(3): 199-206.
- PAN F, SHI TX, CHEN QJ, et al., 2015. Variation in major agronomic traits and its contribution to grain weight per plant in tartary buckwheat germplasm [J]. *Plant Sci J*, 33(6): 829-839. [潘凡, 石桃雄, 陈其皎, 等, 2015. 苦荞种质主要农艺性状的变异及其对单株粒重的贡献研究 [J]. *植物科学学报*, 33(6): 829-839.]
- PAN JF, CUI KH, XIANG J, et al., 2015. Characteristics of non-structural carbohydrate accumulation and translocation in rice genotypes with various sink-capacity [J]. *J Huazhong Agric Univ*, 34(1): 9-15. [潘俊峰, 崔克辉, 向镜, 等, 2015. 不同库容量类型基因型水稻茎鞘非结构性碳水化合物积累转运特征 [J]. *华中农业大学学报*, 34(1): 9-15.]
- SHI TX, LI RY, LIANG LB, et al., 2018. Analysis of agronomic traits in recombinant inbred line population of tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. *J S Chin Agric Univ*, 39(1): 18-24. [石桃雄, 黎瑞源, 梁龙兵, 等, 2018. 苦荞重组自交系群体农艺性状分析 [J]. *华南农业大学学报*, 39(1): 18-24.]
- TANG L, LIANG CG, LIANG LB, et al., 2016. Genetic correlation analysis of plant height and main stem branching number of tartary buckwheat [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 44(9): 129-132. [唐链, 梁成刚, 梁龙兵, 等, 2016. 苦荞株高及主茎分枝数的遗传相关分析 [J]. *江苏农业科学*, 44(9): 129-132.]
- TSUKAGUCHI T, MURAKAMI K, MICHIMOTO T, 2016. A quantitative measure for assimilate partitioning efficiency in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Field Crop Res*, 198: 122-130.
- WANG AH, CAI GZ, ZHAO G, et al., 2010. Producing rice bitter buckwheat Miqiao No.1 and its cultural technology

- [J]. *Seed*, 29(2):104-106. [王安虎, 蔡光泽, 赵钢, 等, 2010. 制米苦荞品种米荞一号及其栽培技术 [J]. *种子*, 29(2):104-106.]
- WANG C, HU D, YANG H, et al., 2013. Multiple analysis of relationship between main agronomic traits and yield in tartary buckwheat [J]. *Crops*, (6): 18-22. [汪灿, 胡丹, 杨浩, 等, 2013. 苦荞主要农艺性状与产量关系的多重分析 [J]. *作物杂志*, (6):18-22.]
- WANG YF, ZHANG LJ, FAN JJ, et al., 2006. Relationship between soluble sugar contents and starch accumulation in grain during grain-filling stage in spring maize [J]. *J Maize Sci*, 14(2): 81-83. [王艳芳, 张立军, 樊金娟, 等, 2006. 春玉米子粒灌浆期可溶性糖含量变化与淀粉积累关系的研究 [J]. *玉米科学*, 14(2):81-83.]
- WANG YJ, CAMPBELL CG, 2007. Tartary buckwheat breeding (*Fagopyrum tataricum* L. Gaertn.) through hybridization with its rice-tartary type [J]. *Euphytica*, 156 (3): 399-405.
- XU YJ, GU DJ, QIN H, et al., 2015. Changes in carbohydrate accumulation and activities of enzymes involved in starch synthesis in maize kernels at different positions on an ear during grain filling [J]. *Acta Agron Sin*, 41(2): 297-307. [徐云姬, 顾道健, 秦昊, 等, 2015. 玉米灌浆期果穗不同部位籽粒碳水化合物积累与淀粉合成相关酶活性变化 [J]. *作物学报*, 41(2):297-307.]
- YUAN L, PAN GT, ZHANG ZM, et al., 2006. Research progress of starch metabolism and its regulation in plants [J]. *Mol Plant Breed*, (s2): 65-72. [袁亮, 潘光堂, 张志明, 等, 2006. 植物中淀粉的代谢及其调控研究进展 [J]. *分子植物育种*, (s2):65-72.]
- ZHANG JM, WANG D, WU YH, et al., 2018. Lipid-polymer hybrid nanoparticles for oral delivery of tartary buckwheat flavonoids [J]. *J Agric Food Chem*, 66(19): 4923-4932.
- ZHANG JW, DONG ST, WANG KJ, et al., 2008. Effects of shading in field on key enzymes involved in starch synthesis of summer maize [J]. *Acta Agron Sin*, 34(8): 1470-1474 [张吉旺, 董树亭, 王空军, 等, 2008. 大田遮阴对夏玉米淀粉合成关键酶活性的影响 [J]. *作物学报*, 34(8):1470-1474.]
- ZHU XH, FAN WG, LI Z, et al., 2017. Test and development of an non-thermal tartary buckwheat huller [J]. *J Chin Agric Univ*, 22(12): 146-155. [朱新华, 范维果, 李泽, 等, 2017. 苦荞麦非热脱壳机试验研制 [J]. *中国农业大学学报*, 22(12):146-155.]

(责任编辑 周翠鸣)